

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

На правах рукописи

ОБУРКОЕ

Владимир Васильевич

УДК 594.587 + 574.472

СУЩЕСТВИИ И ДИНАМИКА ЭПИЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ
ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ

ОЗ. СС. 18 - гидробиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург
1993

Работа выполнена в Лаборатории бентосных сообществ
Камчатского института экологии и природопользования
Дальневосточного отделения Российской Академии Наук

Официальные оппоненты : доктор биологических наук,
профессор В. Я. Бергер

доктор биологических наук,
профессор К. Н. Несис

доктор биологических наук,
профессор Г. В. Зевина

Ведущее учреждение : Институт биологии моря
ДВО РАН

Защита диссертации состоится "_____" _____ 1993г.
в 14 часов на заседании Специализированного совета Д 002.63.01
по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора био-
логических наук при Зоологическом институте Российской Акаде-
мии наук по адресу : 199034, Санкт-Петербург, Университетская
наб., дом 1

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологичес-
кого института РАН

Автореферат разослан "_____" _____ 1993г.

Ученый секретарь
специализированного совета,
кандидат биологических наук

Т. Г. Лукина

Актуальность проблемы. В морской экологии в последние десятилетия отчетливо наметилось смещение интересов от популяционных исследований к изучению структуры и функционирования сообществ гидробионтов. Накоплена значительная информация, касающаяся хормологии, физиологии, продуктивности популяций различных бентосных организмов, однако для понимания механизмов функционирования морских экосистем эти подходы являются недостаточными, поскольку в природных условиях лишь немногие организмы образуют просто устроенные, олиготрофные сообщества. Кроме того, сообщества не есть простая совокупность популяций растений и животных. Это становится особенно очевидным, когда не сбываются оптимистические прогнозы о восстановлении обилия промысловых видов, основанные только на данных о динамике их популяций (Pearson, 1986; Медников, 1988).

Обширные сведения о видовом составе и распределении сообществ морского бентоса, полученные в течение многих десятилетий, как правило являются результатом одноразовых экспедиционных исследований и подобны ретроспективному ряду мгновенных фотоснимков, выполненных в различных масштабах и технике, что существенно затрудняет проведение экологических обобщений. И только во второй половине 20 века, благодаря достижениям подводных технологий, стало возможным проводить структурно-функциональные исследования морских сообществ в их естественной среде с использованием экспериментальных методов. В это же время, в связи с прогрессирующим загрязнением морской среды, начали широко использоваться методы мониторинга, благодаря которым появились новые факты и представления о динамических процессах в морских экосистемах.

Необходимость изучения динамики и сукцессий морских сообществ совершенно очевидна, поскольку только эти исследования позволяют получить информацию о направлениях и темпах развития экосистем и их деградации при естественных и антропогенных стрессовых воздействиях. На основании кратковременных наблюдений за изменениями некоторых эпибентосных сообществ в наиболее удобных для исследователей местообитаниях порой складываются искаженные представления о том, что морские сообщества вообще формируются значительно быстрее, чем наземные (Wilson, 1925;

Hewatt, 1935; Steel, 1985), что они, следовательно, быстрее восстанавливаются после различных пертурбаций (Connell, 1983; Frontier, 1985) и, что их развитие носит стохастический характер (Schoneker, 1974; Luckens, 1975; Sutherland, 1975). Отсутствие или фрагментарность данных о скорости и направлении сукцессий многообразных сообществ бентоса, об общих тенденциях и закономерностях изменчивости и устойчивости различных морских экосистем значительно сдерживает разработку методологии рационального использования ресурсов Мирового океана.

Цель и задачи работы. Цель настоящих исследований - выявление закономерностей формирования и динамики широко распространенных эпибентосных сообществ мелководий северных Атлантики и Пацифики. При этом под формированием или развитием сообществ подразумеваются сукцессии, сопровождающиеся не только изменениями видовых композиций и структурных характеристик сообществ, но и биотопов. Динамика - разнообразные (сезонные и многолетние) изменения обилия, распределения популяций и сообществ, не приводящие к существенным биотопическим преобразованиям.

Для достижения поставленной цели было необходимо:

1. изучить видовой состав и распределение наиболее характерных и широко распространенных верхнесублитеральных эпибентосных сообществ северных районов Атлантики и Пацифики;
2. выявить закономерности и тенденции формирования и динамики эпибентосных сообществ на антропогенных субстратах в некоторых районах Белого моря и в прикамчатских водах Тихого океана;
3. экспериментально исследовать процессы раннего формирования эпибентоса на природных субстратах;
4. провести сравнительный анализ структуры эпибентоса на разновозрастных природных субстратах;
5. исследовать динамику восстановления некоторых водорослевых сообществ при экспериментальном воздействии;
6. изучить влияние хищничества на структуру и распределение прибрежных эпибентосных сообществ.

Научная новизна, теоретические и прикладные аспекты работы.

Впервые проведены многолетние подводные экспериментальные исследования формирования эпибентосных сообществ на естествен-

ных и различных антропогенных субстратах на мелководьях Белого моря и Восточной Камчатки.

Установлено, что скорость и направление сукцессий в морских прибрежных экосистемах подчиняются тем же закономерностям, что и в наземных местообитаниях умеренной климатической зоны. При этом величина градиентов физических параметров среды оказывает решающее воздействие на характер развивающихся сообществ таким образом, что формируются либо пластичные (с циклическим типом развития, олигомиксные), либо персистентные (с векторизованным типом сукцессий, полимиксные) сообщества эпибентоса. Время формирования последних может составлять многие десятилетия. Поэтому уничтожение видов-эдификаторов или нарушение эдафона в физически стабильных биотопах, например в результате тралового или драгировочного промысла морепродуктов и полезных ископаемых в бентали, будут сопровождаться весьма продолжительными сукцессиями.

Развитие нарушенных пластичных сообществ происходит быстро, однако в зависимости от степени и продолжительности воздействия могут иметь место либо восстановление исходных структур (при обычных для данного экотопа изменениях среды), либо формирование альтернативных относительно устойчивых эпибентосных сообществ (при катастрофических и длительных пертурбациях).

На основании многолетних экспериментальных подводных исследований эпибентоса Авачинской губы и данных о структуре сообществ разновозрастных лавовых субстратов вулкана Алаид (Северные Курилы) разработана концепция сукцессионной гетерогенности (мозаичности) эпибентоса верхней сублиторали, объясняющая наблюдаемую неоднородность последнего существованием постоянных сукцессий и континуума гетерохронных (серийных) группировок бентоса.

Многолетние исследования сообществ бентоса мелководий Командорских островов и Восточной Камчатки показали, что флуктуации обилия "ключевых видов" (хищников и фитофагов) не вызывают крупномасштабных сукцессий, хотя и сопровождаются значительными изменениями распределения и обилия как популяций их жертв, так и отдельных сообществ.

Результаты изучения восстановительных сукцессий и динамики сообществ кельпа позволили разработать регламент промысла не-

которых видов ламинариевых водорослей на Командорских островах, обеспечивающий сохранение современного равновесия в прибрежной экосистеме.

В приложении к проблемам марикультуры беспозвоночных и водорослей данные, полученные в ходе многолетних исследований сообществ обрастания в Белом море и в Алячинском заливе, свидетельствуют о невозможности стабильного существования бикультуры, например двустворчатых моллюсков и бурых водорослей, несмотря на кажущиеся преимущества такого подхода.

Апробация. Основные положения диссертации были представлены на Советско-Американском симпозиуме по экологии и распределению прибрежных биоценозов (Ленинград, 1976), на семинарах Лаборатории зоологии беспозвоночных Биологического НИИ Ленгосуниверситета (1978-1981), на отчетных сессиях Зоологического института АН СССР (Ленинград, 1980, 1981), семинарах Беломорской биологической станции, на 2-ой и 3-ей Всесоюзных конференциях по морской биологии (Владивосток, 1982; Севастополь, 1988), конференции "Проблемы экологии Белого моря" (Соловки, 1982), на отчетных и научных сессиях Института биологии моря ДВО АН СССР (1983-1985, 1990), на Всесоюзном совещании "Обрастание и биокоррозия в водной среде" (Ленинград, 1985), отчетной сессии Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР (1989), на 3-ей Региональной конференции "Проблемы рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Кандалакша, 1987), на 2-ом Тихоокеанском симпозиуме по морским наукам (Находка, 1988), на Всесоюзной школе семинаре по проблемам экологии (Черноголовка, 1989), на 8-ой Всесоюзной конференции по промысловой океанологии (Ленинград, 1990), на Международном совещании "Проблемы и пути сохранения экосистем севера тихоокеанского региона" (Елизаово, 1991), на региональном совещании "Рациональное использование биоресурсов Тихого океана" (Владивосток, 1991), на Российско-Американских совещаниях по экологии калана (Паратунка, 1991; Анкоридж, 1993).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 48 печатных работы, из них - 5 в иностранных журналах на английском языке.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 325 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, выводов, благодарностей и списка литературы. Работа иллюстрирована 54 рисунками и 42 таблицами.

ГЛАВА 1. МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ БЕНТОСА: КРАТКАЯ ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА

1. Флуктуации пополнения бентосных организмов.
2. Изменения распределения и обилия популяций "ключевых" и массовых видов бентоса.
3. Роль биологических взаимоотношений в формировании эпибентосных сообществ.
4. Антропогенное воздействие на экосистемы мелководий шельфа.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Экспериментальное изучение эпибентосных сообществ.

Балое море. Исследования сукцессий и структуры сообществ обрастания искусственных субстратов проводили во время экспедиций Биологического НИИ Ленгосуниверситета на подводных стендах оригинальной конструкции и буйковых системах (Горин и др., 1975). Выбор района был обусловлен тем, что гидрологический режим и биота мелководий Кандалакшского залива достаточно равнообразны. В 1976-77 гг. в 6 районах залива с июня по сентябрь экспонировали 8 буйковых систем с экспериментальными пластинами, установленными на глубинах 0.5; 2.5; 5 и 10 м. В 1978 г. в районе Наретского архипелага на глубинах 2.5; 5; 10 и 20 м были установлены придонные стенды, а на глубине 0.5 м — плавающий стенд. Они служили для проведения различных экспериментов (Табл. 1).

"Многолетний эксперимент" был начат в мае 1978 г. и завершен в конце 1981 г. В течение первого летне-осеннего сезона съемки пластин с обрастанием (по 4 штуки с каждого горизонта) проводили с 20-дневными интервалами, а с 1979 г. — дважды в год: весной (март-апрель) и осенью (сентябрь-октябрь).

"Дифференциальный эксперимент", проводившийся в 1979 г., служил для определения сроков и динамики оседания личинок обрастателей и выявления сезонной вариабельности развития эпибентоса. Начиная с апреля 1979 г., съемку и установку пластин делали еженедельно; при этом количество снимаемых субстратов увеличивалось, а устанавливаемых уменьшалось в арифметической прогрессии ($d-2$).

Таблица 1.

Характеристики материала и методов, использованных в работе

Акватория, район и сроки исследования	Материал, глубина, м	Орудие сбора, площадь пробы, м ²	Число проб
1	2	3	4
1. Экспериментальные исследования (мониторинг)			
Белое море			
Губы Чупа, Княжая, о-ва Кемь-Луды, Керетский архипелаг, 1976-1982гг.	Обрастание пластин, 0.5; 2.5; 5; 10; 20	0.01-0.02	1340
Тихий океан			
Авачинская губа, 1983-1989гг.	Обрастание пластин, 0.5; 1; 3; 6; 8	0.01-0.02	108
1984-1989гг.	Эпибентос камней, 4; 8	0.01-0.05 2.6-2.8	84
Командорские острова 1989-1991гг.	Бентос, 0-1; 8	0.25-20 рамка, фал	392
	Обрастание фала	0.5 пог. м	24
II. Описательные исследования			
Белое море			
Губа Чупа, 1977- 1990гг.	Обрастание судна, 0-7	рамка 0.1-0.25	56
Взареги во Кинда- Алешкинском и Онежском м. заливам	Бентос, 42 - 15	рамка 0.1, но доказный дночерпатель	более 500

1	2	3	4
Тихий океан			
Авачинская губа, 1983-1985; 1989 гг.	Обрастание гидротехнических сооружений, 0-25	рамка, 0.01-0.02	180
Бухта Русская, 1985 г.	Обрастание пирса, 0-10	рамка, 0.25	12
Остров Беринга, 1991 г.	Обрастание пирса, +1.8-3	рамка, 0.02-1	12
Восточная Камчатка, Северные Курилы, 1985, 1988 гг.	Бентос, 0-30	рамка, 0.25-1	182
Командорские острова 1986, 1991 гг.	Бентос, 0-40	трансекта, 75-125	380
Берингово море			
Корфо-Карагинский залив, бухты Южная Глубокая, Лаврова, Глубокая, 1988 г.	Бентос, 0-30	рамка, 0.25	134
Охотское море			
Остров Атласова, 1985, 1989 гг.	Бентос, +2-43	рамка, 0.25-1	58

"Сезонные эксперименты" осуществляли ежегодно для выявления межгодовых и межсезонных флуктуаций сукцессий и их локальных особенностей в районах с различным гидрологическим режимом.

Тихий океан. Экспериментальное изучение формирования эпибентоса на искусственных и природных субстратах проводили во время экспедиций Камчатского отдела Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии ДВО РАН СССР и Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН в Авачинской губе (Восточная Камчатка) и на Командорских островах в 1983-1991 гг.

(Табл. 1).

В Авачинской губе в 1983г. были установлены стенды с асбоцементными пластинами. Съемки пластины производили ежемесячно в 1983г., дважды в год в 1984 и один раз - в 1986г. В июне 1984 и 1985 гг. в северо-западной части губы (м. Кавак) в сублиторали на скальной платформе были заложены 2 полигона. Природные камни уплощенной формы были уложены на грунт внутри металлических каркасов площадью $2.2-2.6 \text{ м}^2$. Съемки проводили в мае-июне и сентябре-октябре 1984-1986гг. Для учета мелких организмов эпибентоса водлазы извлекали 3-4 камня с каждого полигона. Обилие макробентоса определяли на всей поверхности полигонов (не нарушая сообществ) подсчетом особей различных видов. Одновременно осуществляли сборы аналогичных организмов за пределами полигонов для определения средних величин биомассы.

Для исследования динамики водорослевых сообществ в мае-июне 1989, 1990гг. на литорали и в верхней сублиторали о. Беринга (Командорские острова) были заложены 4 экспериментальных полигона площадью около 20 м^2 каждый. 3 литорально-сублиторальных полигона были различно ориентированы по отношению к преобладающему в летний период направлению прибойной волны. Перед началом эксперимента на каждом полигоне определяли видовой состав, плотность и биомассу эпибентосных организмов. После этого проводили 50% или тотальное удаление ламинариевых водорослей. В течение 3 лет учеты бентоса делали в одни и те же сроки, чтобы исключить влияние сезонной вариабельности обилия организмов. Кроме того, на контрольных площадках, расположенных рядом с полигонами, ежегодно проводили количественные сборы макрофитов.

2. Описательные количественные исследования эпибентоса

Мониторинг сообществ обрастания был организован на корпусе судна, затопленного в б. Круглой (губа Чуна, Кандалакский залив Белого моря). В течение 14 лет водлазные количественные съемки обрастания с различной периодичностью осуществляли одним и тем же методом на глубинах от 0 до 7м (Табл. 1). Крупные формы водорослей и морских звезд собирали на площадках $1-4 \text{ м}^2$.

Систематические сборы обрастания проводили в течение 5 лет на вертикальных металлических опорах 2 пирсов, установленных в

1979 и 1986 гг. в бухте Сероглазка (Авачинская губа). Обрастание считали в питомцы на мельничного газа при помощи водолазного ножа с площадок $0.01-0.02\text{ м}^2$, расположенных на глубинах от 0 до 5 м. Пирсы контактировали с грунтом на глубинах 6-7 м.

Одноразовые исследования структуры обрастания различных гидротехнических сооружений (причалы, корпуса неподвижных судов, навигационное ограждение) были проведены в Авачинской губе, бухте Русской (Восточная Камчатка) и на о. Беринга. Возраст обрастания составлял от 4 до 22 лет. Как правило, пробы отбирали в трех повторностях с каждого исследуемого горизонта после предварительного осмотра обрастания водолазом и выбора участков с однородным наложением.

Исследования бентоса жестких грунтов проводили в верхней сублиторали (0-45 м) Белого, Берингова, Охотского морей, Восточной Камчатки, Северных Курильских и Командорских островов водолажным количественным методом (Мокшевский, 1950; Скарлато и др., 1984).

Белое море. Материал был собран в Кандалакском и Онежском заливах в 1978-1981 и в 1987, 1989 гг. во время рейсов научно-исследовательских судов "Картез", "Ладога", "Онега", работавших в составе экспедиций Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР. Работы проводили на литорали и в верхней сублиторали до глубины 15 м (водолажным методом). Мониторинг мидиевых сообществ осуществляли на постоянных разрезах в губах Падан и Княжая Кандалакского залива. Пробы отбирали рамками и водолажными дночерпателями у границ и в центральных участках поселений мидии.

Прикамчатские воды Тихого океана, Берингово и Охотское моря. Сбор материала осуществляли с 1982 по 1991 гг. во время экспедиций Института биологии моря ДВНЦ АН СССР (НИС "Берилл"), Камчатского отдела природопользования ДВО АН СССР (т/х "Алексей Марков"), СРТМ "Наваровск"). Для анализа динамики сообществ бентоса Командорских островов были использованы данные совместных экспедиций Института биологии моря и Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (1972-1973 гг.), любезно предоставленные нам В. И. Лукиным, и, кроме того, опубликованные материалы по бентосу Командор (Сидоров и др., 1982; Зорин, 1984, 1986; Севостьянов, 1984, 1987). Сборы макробентоса проводили на водолазных

разрезах с использованием трансект, учетных рамок и водолазных дночерпателей. Количественному учету обычно предшествовала визуальная оценка распределения донного населения (Фадеев, Лукин, 1982). Глубину измеряли с помощью ручных лотов, подводных глубиномеров и эхолота "Язь". Металлические рамки различной площади (Табл. 1) в зависимости от характера распределения и обилия бентоса водолаз перекладывал на грунте от 4 до 20 раз. Как правило, на станциях пробы отбирали в трех повторностях. При учете эпипитических кораллиновых водорослей и крупных губок определяли их проективное покрытие на площадках от 0.25 до 1 м². Обилие бурых макрофитов оценивали на площадках от 1 до 100 м² с использованием трансект со скользящей рамкой. Эпипитические багрянки отделяли от субстрата с помощью зубила и молотка или выламывали участки скального грунта вместе с элибентосом.

3. Методы обработки материалов.

Пробы бентоса разбирали в живом виде или после фиксации их в 70% этаноле или 4% растворе формалина. Определяли количество и сырую массу организмов после предварительного подсушивания их на фильтровальной бумаге. Измерения животных проводили штангенциркулем: у мидий - высоты раковины, а у морских ежей - диаметра панциря без игл. В процессе камеральной обработки по кольцам нарастания раковины устанавливали возраст мидий. Для анализа размерной структуры популяций морских ежей и моллюсков выборки животных разбивали на размерные классы с интервалом 5 мм. Во время экспедиций 1976-1991 гг. промерено более 6 тысяч экземпляров морских ежей и несколько десятков тысяч моллюсков. Водорослевый гербарий и зоологические материалы хранятся в коллекции Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН.

Основным критерием для определения обилия бентосных организмов, доминирования и выделения группировок и сообществ была биомасса (г/м², кг/м²). Это обосновано тем, что учет индивидуальных многих инкрустирующих кораллиновых водорослей и колониальных животных (губок, гидроидов, мшанок, синасцидий) практически невозможен.

При анализе сходства-различия однотипных олигомиксных

сообществ, например, индексных, были использованы парные коэффициенты "полярного расстояния" (Sablosch, 1979). Для выявления уровня сходства отдельных станций, группировок и сообществ эпибентоса сходных местообитаний (например, на вулканических лавах различного возраста) наиболее информативными оказались различные модификации индекса Чекановского-Серенсена (Песенко, 1982), основанные на анализе флористико-фаунистических списков организмов эпибентоса и их структурных характеристик: обилие таксонов и трофических группировок. Приведенные в работе вторичные дендрограммы построены методом "взвешенной групповой средней", широко используемом при классификации сообществ бентоса (Фадеев, 1982; Погребов, 1992).

В ходе мониторинга эпибентоса анализировали изменения видового состава, биомассы, общего и среднего количества видов и индекса видового разнообразия (ИВР) Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1953).

ГЛАВА 3. СУКЦЕССИИ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЯ В БЕЛОМ МОРЕ И В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА

1. Ранние стадии сукцессий обрастания в Белом море.

Пионерские стадии (фазы) сукцессий были исследованы в контрастных местообитаниях: открытом морском районе Керетского архипелага и в эстуарной зоне губы Княжой. Многолетние наблюдения (1976-1981 гг.) показали, что процесс формирования обрастания имеет направленный характер, поскольку в каждом районе отмечены регулярно повторяющиеся смены эпибентосных группировок, характеризующихся определенной структурой и временем существования. Первая фаза сукцессии макрообрастания в Кандакском заливе обычно имеет несколько вариантов в зависимости от того, на каком экологическом фоне происходит его развитие. На верхней стороне экспериментальных пластин, установленных горизонтально на глубинах от 0 до 5 м в районе Керетского архипелага, первоначально развивались группировки нитчатых водорослей и (или) гидроидов с биомассой 0.5-0.8 кг/м². На нижней поверхности этих же субстратов формировались группировки мшанок и спирорбид (0.2-0.3 кг/м²). В губе Княжой в сильно опресненном 2-метровом слое воды первичное макрообрастание

представлено нитчатыми бурами и зелеными водорослями и значительным количеством амфипод. На глубинах 2-10м сформировалось сообщество баянусов (*Balanus orenatus*) с биомассой 1.5-2.0 кг/м². Длительность первой фазы сукцессии зависит от календарного времени начала формирования обрастания и составляет на малых глубинах (0-3м) от 2-3 до 8-12 месяцев.

2. Развитие сообществ обрастания до устойчивого состояния.

Оседание личинок двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и *Hiatella arctica*, которое ежегодно происходит в Кандалакшском заливе в августе-сентябре, вызывает резкие изменения структуры молодого обрастания: быстрое увеличение его биомассы и индекса видового разнообразия. В открытых районах к концу второго летнего сезона на глубинах 0-3м биомасса обрастания достигла 18-20 кг/м², главным образом, за счет роста моллюсков прошлогодней генерации. В губе Няжной аналогичные изменения наблюдались на глубинах 2-8м.

В районе Керетского архипелага и в губе Чупа на глубине около 5 м первоначально сформировалась группировка с доминированием двустворчатых моллюсков *M. edulis* и *H. arctica*, замещенная через 3 года сообществом асцидий и губок. На верхней стороне пластин доля двустворчатых моллюсков в общей биомассе обрастания к концу эксперимента не превышала 52%, а постоянный рост ИВР свидетельствовал о том, что в течение 4 лет структура сообщества обрастания в этом биотопе не стабилизировалась.

В обрастании верхней и нижней поверхности экспериментальных пластин на глубине 10м на смену пионерским группировкам водорослей, гидроидов, мшанок и спирорбид также пришли двустворчатые моллюски: *Hiatella arctica* и *Heteranomia squamula*. К концу 4-летнего эксперимента первоначально осевшая мидия и значительное количество хиателлы элиминировались, а доля асцидий и губок постепенно увеличивалась до 21-25%. Общая биомасса эпибентоса составляла 1.0-2.7 кг/м² на верхней стороне пластин и 9-12 кг/м² - на нижней. Отсутствие выраженного доминирования определило высокий ИВР в этом биотопе (1.8-2.0).

Обрастание на глубине 20м развивалось значительно медленнее, чем в приповерхностных водах, расположенных над зоной летнего термоклина (10-15м). За 4 года его биомасса достигла

лишь 160 г/м^2 . Вселение новых видов происходило нерегулярно, и впоследствии многие из них элиминировали. Так, гидроиды обелия в массе появились только после 3-летней экспозиции пластин, а уже через год их было очень мало. К концу эксперимента обрастание было представлено моллюсками *Heteranomia squamula*, мшанками и спирорбидами. Структура эпибентоса верхней и нижней поверхности пластин была одинаковой. ИВР имел высокую величину (1.7-2.1).

Таким образом, в течение 4 лет только в верхнем 3-метровом слое воды в морских районах и на глубинах 2-8 м в приэстуарных произошла стабилизация эпибентоса, связанная с формированием сообщества мидии. На больших глубинах, судя по результатам эксперимента, сукцессии сообществ прикрепленных организмов протекают значительно медленнее. Для выяснения вопроса о пространственно-временной устойчивости сообществ обрастания был проведен сравнительный анализ структуры 4-летних группировок обрастания экспериментальных пластин и 6-10 летних эпибентосных сообществ затопленного судна "Профессор Месяцев". Было установлено, что сходство видовых комплексов обрастания пластин и судна на глубинах 0-3 м составило 65-72%. Биомассы сравниваемых сообществ ($26-32 \text{ кг/м}^2$) и видовое разнообразие (0.2-0.6) варьировали незначительно и их различия оказались недостоверными. Вместе с тем сообщество обрастания судна у верхней границы было обогащено водорослями, а у нижней - асцидиями. В дальнейшем в обрастании судна увеличилось обилие морских ежей, и при возрасте сообщества около 16 лет было отмечено резкое уменьшение плотности и биомассы мидии, первые генерации которой, вероятно, достигли предельного для вида возраста. Произошло также увеличение обилия бурых многолетних водорослей пор. *Fucales*, *Laminariales* и асцидий. В течение последующих 3 лет (1988-1990 гг.) зарегистрированы резкие изменения структуры обрастания судна: на глубине 0-1 м сформировалось сообщество фукоидов с биомассой около 2 кг/м^2 , а на больших глубинах (до 6 м) - сообщество *Laminaria saccharina* + *Styela rustica* с биомассой от 3.5 до 7.6 кг/м^2 . Сукцессии сопровождались вселением новых видов, не свойственных прежнему сообществу мидии, увеличением ИВР и уменьшением биомассы эпибентоса (Рис. 1).

Таким образом, эпибентос судна в течение более 10 лет был

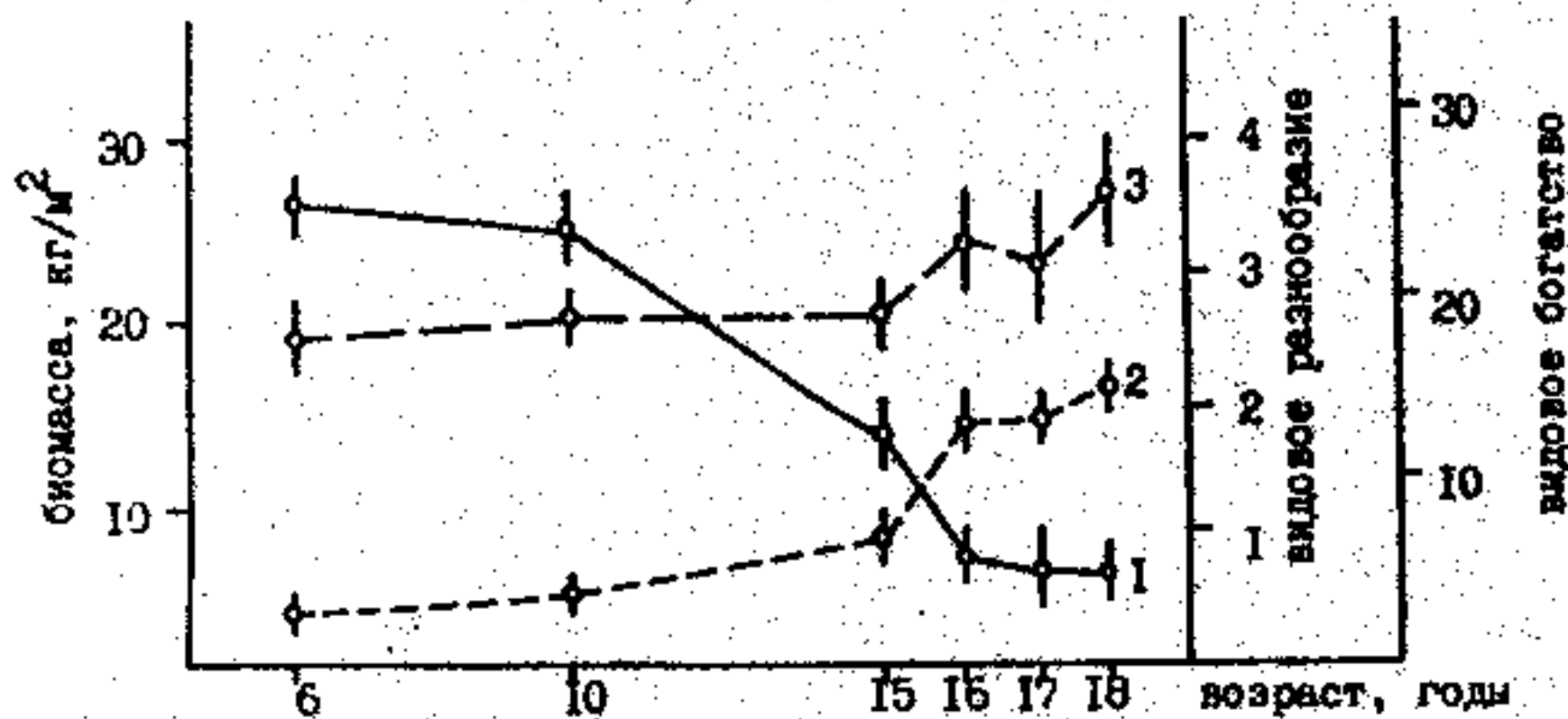


Рис. 1. Изменение биомассы (1), видового разнообразия (2), видового богатства (3) в ходе сукцессии обрастания судна "Профессор Месячев" в 1977-1990 гг.

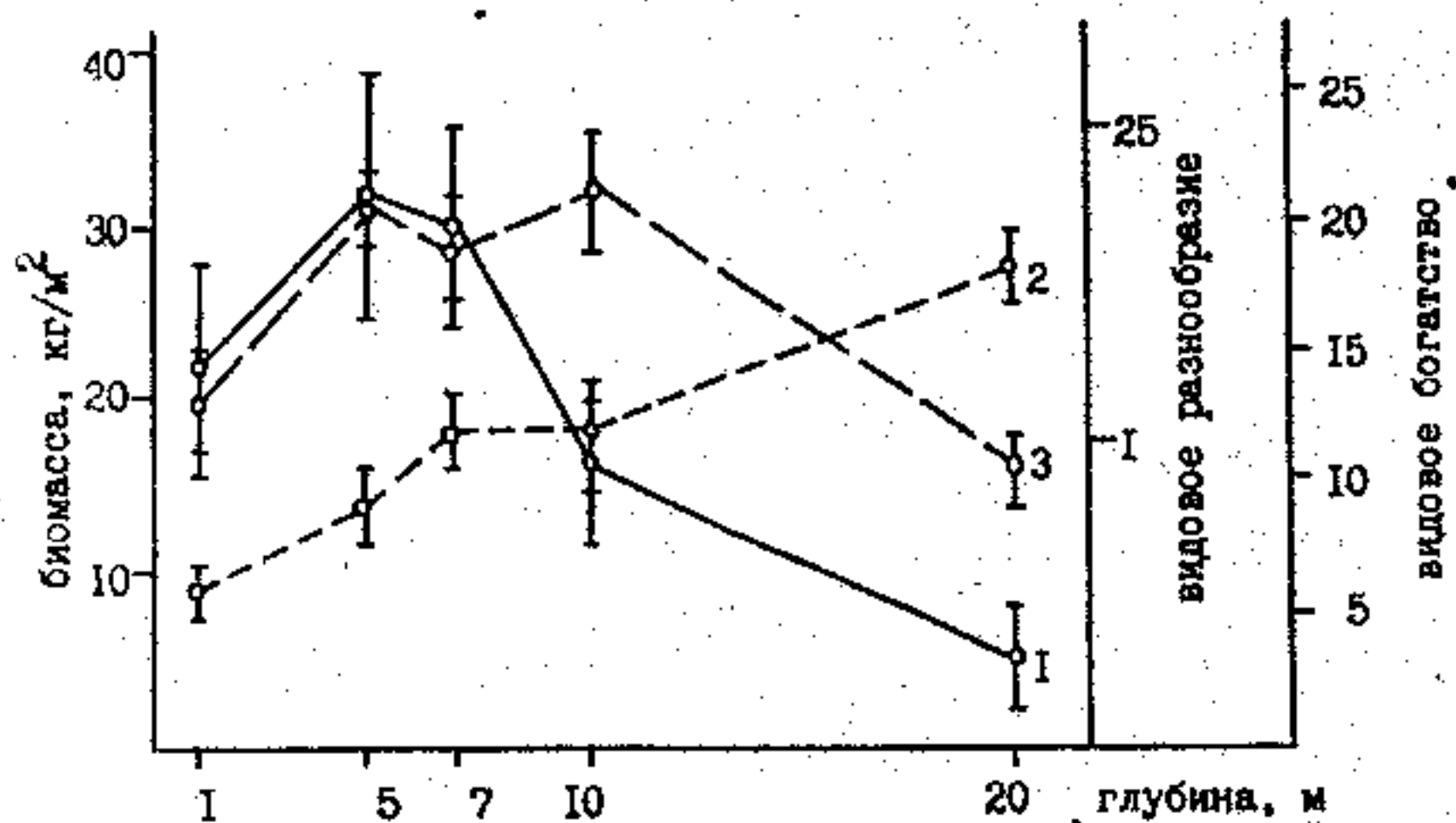


Рис. 2. Изменение биомассы (1), видового разнообразия (2), видового богатства (3) сообществ обрастания в Авачинской губе в зависимости от глубины.

относительно стабильным и представлял собой олигомиксное сообщество *Mytilus edulis*, имевшее никакое видовое разнообразие. Длительность существования этого сообщества сопоставима с продолжительностью существования 1-2 генераций моллюсков (осевших в 1971-1972 гг.). В результате жизнедеятельности мидий исходный субстрат был модифицирован таким образом, что пополнение собственной молодью стало невозможным. По мере элиминации мидий в результате старения и хищничества свободные участки субстрата заселяли водоросли и sessильный зообентос (губки, асцидии). Сообщество мидий дивергировало на 2 типичных для жестких грунтов верхней сублиторали Белого моря водорослевых сообщества - фукоидов и ламинарий. Стабилизация эпибентоса на новом видовом и структурном уровнях сопровождалась исчезновением видов, ассоциированных с мидией, развитием эпибionтов ламинарии, увеличением видового богатства и ИВР.

3. Ранние стадии сукцессии обрастания в Авачинской губе.

Для выявления общих тенденций формирования эпибентоса в 1983-1991 гг. были проведены исследования сукцессий и структуры сообществ обрастания антропогенных субстратов в приэстуарных и открытых неопресненных районах Тихого океана (Авачинский залив, Командорские острова). Предстояло выяснить: 1 - будут ли сообщества мидий и баянусов доминировать на антропогенных субстратах вблизи эстуариев; 2 - насколько универсальны процессы развития прибрежного обрастания в районах с различной соленостью воды; 3 - насколько велики различия между эпибентосом антропогенных и природных жестких субстратов в сходных местообитаниях.

В общих чертах развитие макрообрастания в различных участках опресненной Авачинской губы проходило однотипно: в течение 2-3 летних месяцев на экспериментальных пластинках, установленных на глубинах 0-10 м, поселялись гидроиды *Obelia longissima*, полихеты *Polydora limicola*, усоногие раки *Balanus crenatus*, мшанки *Acyonidium mytili* и нитчатые бурые водоросли. Массовое оседание спата мидии (*Mytilus trossulus*) происходило в губе в сентябре-октябре и, в зависимости от гидрологических особенностей конкретного года, выживаемости личинок значительно варьировала, вплоть до их полной элиминации. Это обстоятельст-

его отразилось на скорости сукцессии. В частности, на пластинах, установленных в 1983 и 1984 гг., мидии вытеснили гидроиды, баянусов и мшанок только в 1986г., а на различных антропогенных субстратах, установленных в 1986г., моллюски доминировали по биомассе уже следующим летом. Таким образом, продолжительность первой фазы сукцессии макрообрастания может варьировать от 10-12 месяцев до 2-3 лет.

В отдельные годы в средней части Авачинской губы на глубинах 0-4м наблюдалось быстрое (8-10 месяцев) развитие смешанных поселений ламинарии (*Laminaria bongardiana*) и мидии, однако такой "симбиоз" оказался неустойчивым. Мидии вытеснили ламинарию в течение одного года.

Количественные характеристики молодых группировок обрастания, сформировавшихся в одних и тех же районах Авачинской губы, но в разные годы, значительно варьировали: биомасса в 2-5 раз, а видовое богатство в 1.5-2.5 раза.

4. Распределение и структура многолетних сообществ обрастания в Авачинском заливе.

Многолетнее обрастание (от 4 до 22 лет) всевозможных антропогенных субстратов в Авачинской губе на глубинах 0 - 20 м представлено сообществом "*Mytilus trossulus*". Вследствие отсутствия конкурентов и хищников (см. Главу 5) оно, периодически возобновляясь, по-видимому, может существовать неопределенно длительное время. Субдоминантами в сообществе являются гидроиды *Obelia longissima*, усоногие *Balanus crenatus* и мшанки *Alcyonidium mytili*. Последние, как правило, доминируют на глубинах более 20м. Максимальная биомасса обрастания зарегистрирована на глубинах 1-7м, а видовое богатство - на глубинах 5-10м. ИВР сообщества монотонно увеличивался с глубиной (Рис. 2). В бухте Русской Авачинского залива мидии в обрастании пирса доминируют лишь до глубины 2м. На больших глубинах преобладают ламинарии, гидроиды и баянусы.

5. Распределение и структура некоторых сообществ обрастания в районе Командорских островов.

Исследовано однолетнее обрастание капронового буйрепа нави-

гационного ограждения и 4-летнее сообщество эпибентоса бетонного пирса в б. Никольской острова Беринга. Обрастание буйрепа было очень бедным по видовому составу и неравномерным по биомассе. Из 18 видов эпибентосов 8 были представлены водорослями. На глубинах от 1 до 8 м (дно) доминировала гигантская водоросль *Alaria fistulosa*. Зообентос состоял, главным образом, из гидроидов рода *Obelia*, и ракообразных: амфипод и изопод. Усоедкие раки и двустворчатые моллюски отсутствовали вовсе.

Обрастание вертикальных стенок пирса было представлено двумя типичными для литорали и верхней сублиторали Командорских островов и Восточной Камчатки сообществами баянусов (*Semibalanus cariosus*) и ламинарий (*Laminaria bongardiana*) (Иванюшина и др., 1986, 1991). Фукоиды (*Fucus evanescens*) и багрянки в обрастании пирса, по сравнению с аналогичными местобитаниями на каменистой литорали, имели пониженное обилие, но их вертикальное распределение было идентичным. Верхняя граница сообщества ламинарий располагалась на уровне 0,8 м над нулем глубин, а нижняя достигала глубины 3 м. По обилию массовых видов зообентос сообществ обрастания пирса существенно не отличается от донного населения литорали и аналогичных биотопов (вертикальных поверхностей скал) верхней сублиторали. Обычные в приэстуарных сообществах обрастания мидии, мшанки *A. putili* и баянусы *B. crenatus* в эпибентосе пирса и буйрепа отсутствовали. Вместе с тем, фауна одиночных и колониальных асцидий на пирсе была разнообразной и обильной.

ГЛАВА 1. СУКЦЕССИИ И СТРУКТУРА ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА

1. Структура и распределение эпибентосных сообществ в Авачинской губе.

На мелководьях Авачинской губы, представленных твердыми грунтами, сообщества бентоса имеют поясно-пятнистое распределение. Сообщество ламинариевых водорослей распространено от нижней литорали до глубины 2-3 м. Сообщество инкрустирующих багрянок характерно для глубин от 3-4 до 10-12 м. Его нижняя граница определяется сменой жестких каменистых и скальных грунтов - алевритами и алевро-пелитами. Видовой состав и вер-

мощными эдификаторами, определило отсутствие или низкое обилие на полигонах многих форм зообентоса: полихет, немертин, сипункулид, форонид, панцирных и двусторчатых моллюсков, брахиопод. Так, в составе устойчивого сообщества известковых багрянок и морских ежей насчитывалось более 110 видов зообентоса, а в 4-5-летнем обрастании камней их было около 40. Масса эпипитических багрянок на полигонах составляла 5.2-17.5 г/м², в то время как в зрелом сообществе эпибентоса она варьировала от 0.2 до 2.0 кг/м², а на отдельных станциях достигала 5-6 кг/м². Обилие спирорбид, напротив, на молодых субстратах было значительно выше, чем на старых. Полученные в ходе эксперимента данные в целом свидетельствуют о низких скоростях сукцессий в сообществах инкрустирующих кораллиновых водорослей в прикамчатских водах Тихого океана.

3. Распределение и структура разновозрастных сообществ эпибентоса на лавах вулкана Алаид.

Во время подводных исследований бентоса Восточной Камчатки и Северных Курил в 1985г. были обнаружены резкие визуальные различия эпибентосных сообществ в некоторых участках мелководий о. Атласова. Материалы вулканологических исследований (Горшков, 1961; Федотов и др., 1982) и консультации со специалистами Института вулканологии ДВО РАН позволили получить точные или приближительные датировки лавовых потоков, излившихся в мелководную зону побережья о. Атласова после эффузивных извержений вулкана Алаид. В 1989г. нами были получены данные о структуре эпибентоса, сформировавшегося на разновозрастных лавах, и в дальнейшем проведен их анализ. Были выявлены существенные различия сообществ и группировок организмов, распространенных на разновозрастных субстратах, расположенных в сходных местообитаниях на глубинах 15-20м. Выбор диапазона глубин был обусловлен стремлением свести к минимуму влияние возможных локальных различий гидрологических параметров (гидродинамическая активность, температура, соленость, освещенность, седиментация) на ход сукцессии и, в конечном итоге, - на структуру сравниваемых эпибентосных сообществ. Тем не менее в пределах каждого из 4-х исследованных районов степень гетерогенности проб по видовому составу и обилию отдельных таксонов бентоса

была неодинаковой. Реакто уклонившиеся пробы бентоса на анализе были исключены.

Различия большинства интегральных характеристик сообществ эпибентоса разновозрастных лавовых потоков оказались статистически не значимыми (Табл. 2). Достоверно выше других была биомасса сообщества *Clathromorphum nereostratum* на лавах "древнего конуса". Наиболее существенные различия выявлены при анализе количественных характеристик отдельных массовых представителей фито- и зообентоса (Рис. 3). Обилие крупных вагинальных организмов: морских ежей и звезд - повсеместно было высоким, что и обусловило выравнивание величин биомассы сообществ разновозрастных субстратов.

Таблица 2.

Величины средней биомассы ($B, \text{кг/м}^2$); индекса видового разнообразия (H); среднего (S) и общего (T) количества видов в сообществах разновозрастных лавовых субстратов вулкана Алаид.

СУБСТРАТЫ

Величины	Осыпь, камни	17-летние лавы	55-летние лавы	Древние лавы
B	2.9 ± 0.3	2.2 ± 0.5	3.8 ± 0.6	7.6 ± 0.8
H	1.9 ± 0.4	2.8 ± 0.2	3.0 ± 0.1	2.3 ± 0.2
S	16.0 ± 5.6	28.7 ± 4.4	41.7 ± 4.4	43.9 ± 4.0
T	32	76	157	136

Характерной чертой молодых сообществ эпибентоса, обнаруженных на осыпях мелких фрагментов лавы (размером 100-200 мм) и 17-летних лавах, является высокое обилие спирорбид и инкрусти-

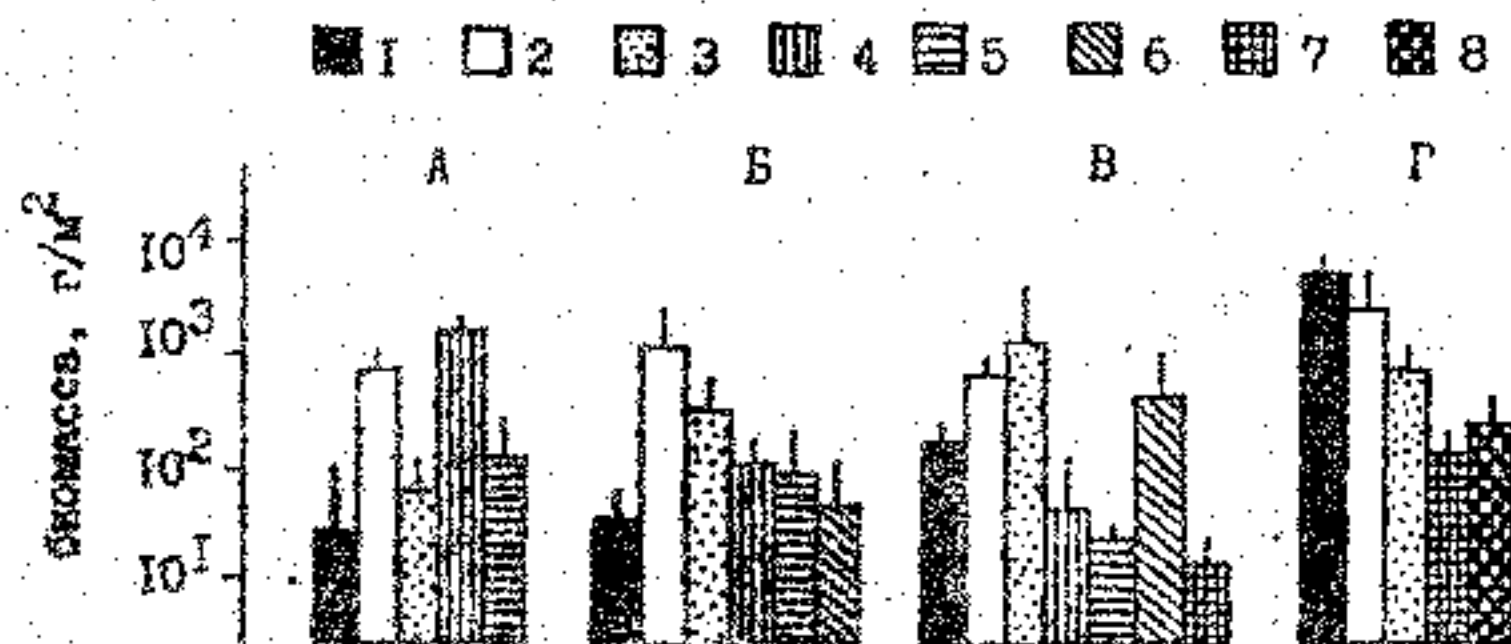


Рис. 3. Биомассы некоторых таксонов эпибентоса на разновозрастных субстратах вулкана Аляид. А - осыпь, 5 лет; Б - лава, 17 лет; В - лава, 55 лет; Г - древняя лава. 1 - Clathromorphum, 2 - Echinidea, 3 - Porifera, 4 - Spirorbidae, 5 - коралловые Agyrozoa, 6 - Serpulidae, 7 - Brachiopoda, 8 - Hydroserealia.

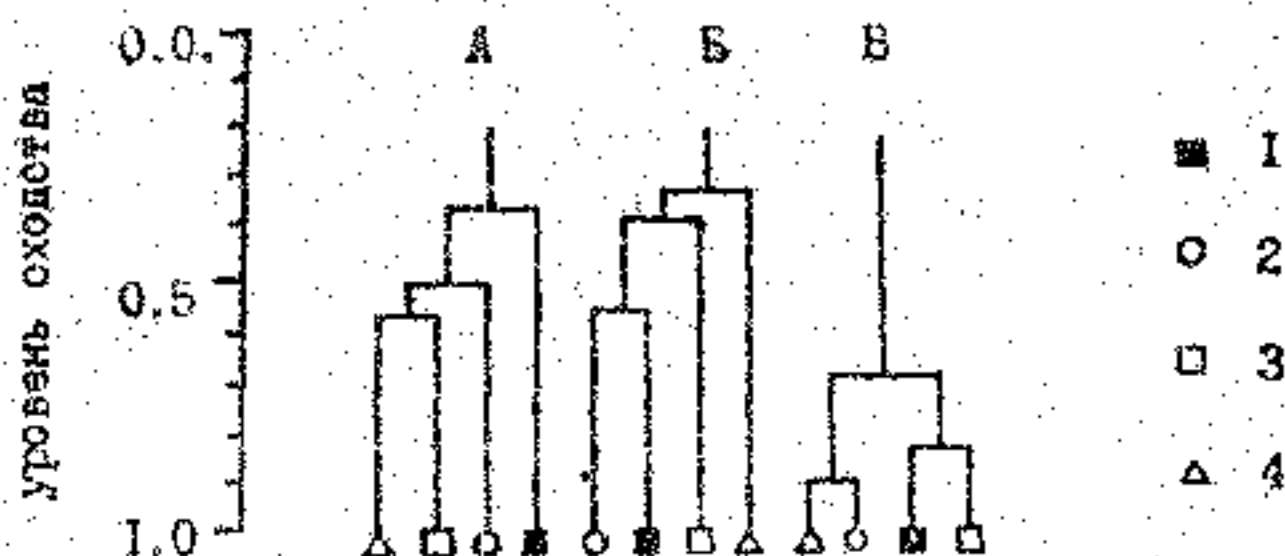


Рис. 4. Дендрограмма сходства эпибентосных сообществ разновозрастных субстратов вулкана Аляид по видовому составу (А), средним биомассам таксонов (Б), трофической структуре (В). 1 - осыпь; 2 - лава, 17 лет; 3 - лава, 55 лет; 4 - древняя лава.

рующих форм мшанок. Напротив, проективное покрытие, толщина и масса инкрустирующих известковых багрянок в этих биотопах очень низкие.

Сообщество обрастания 55-летних лав оказалось наиболее разнообразным и гетерогенным по видовому составу. Масса эпидитических водорослей здесь была достоверно выше, чем на молодых субстратах. Средняя толщина их корок составляла 2 мм, но у отдельных особей достигала 25 мм. Проективное покрытие было около 40%. Биомасса спирорбид достоверно ниже, а серпулид - выше, чем на каменистой осыпи и 17-летних лавах. Среди сессильных организмов доминировали желтые губки *Halichondria panicea*, актинии *Metridium senile* и серпулиды *Crucigera zygophora*. Из мшанок преобладали приподнимающиеся над субстратом формы (*Microporina articulata* и *Dendrobeania murrayana*). В сообществе присутствовал ряд видов и групп бентоса, ассоциированных с инкрустирующими кораллиновыми водорослями: панцирные и двустворчатые моллюски, сипункулиды, форониды и брахиоподы.

Эпибентос лав "древнего конуса" значительно отличался от сообществ более молодых субстратов. Мортмасса 4 видов известковых багрянок здесь достигала, в среднем, 3.5 кг/м^2 при проективном покрытии 80-90%. Толщина их корок составляла, в среднем, 9 мм, но в отдельных пробах достигала 50-60 мм. Разнообразной и обильной была фауна беспозвоночных, ассоциированных с кораллиновыми багрянками. Биомасса брахиопод достоверно выше, чем на более молодых лавах. *Serpulidae* и *Spirorbidae* имели ничтожные биомассы, а корковые формы мшанок в количественных пробах вообще не обнаружены. Сообщество имело весьма характерный облик, благодаря присутствию таких видов и групп зообентоса, как гидрокораллы *Alloroga purpurata*, альционарии *Metacypium pacificum*, горгонарии *Calcigorgia spiculifera*, разнообразных губок, не встречающихся в других местообитаниях.

По видовому составу наиболее близки сообществу эпибентоса 55-летних и древних лав (Рис. 4). По количественным характеристикам наибольшее сходство отмечено у сообществ каменистых осыпей и 17-летних лав. Эпибентос древних лав наиболее обособлен, что безусловно связано с высоким обилием и разнообразием инкрустирующих кораллиновых водорослей, гидрокораллов, альционарий, горгонарий; низкими биомассами седентарных полихет и отсутствием корковых форм мшанок.

Анализ трофической структуры эпибентоса разновозрастных субстратов показал, что на 70% уровне сходства они образуют две отчетливо выраженные группы (Рис. 4). В первую входят сообщества 17-летних и древних лав, характеризующиеся значительной долей фитофагов и умеренным обилием сестонофагов и хищников. Вторую группу составляют сообщества осыпей и 55-летних лав; для них характерно высокое обилие сестонофагов (на осыпи они представлены спирорбидами и мшанками, а на 55-летних лавах - серпулидами и губками). Грунтоеды и собирающие детритофаги присутствовали только в сравнительно старых сообществах.

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ

Вполне очевидно, что видовой состав и обилие населения бентали претерпевают в умеренных широтах значительные сезонные и многолетние изменения, подобные тем, которые происходят на суше (Максимов, 1984). Первые широко известны и описаны, в то время как вторые обычно малозаметны и лишь изредка носят катастрофический характер. Отмечены, например, факты гибели сублиторальных поселений мидий в Белом море (Луканин, 1989); описаны последствия флуктуаций обилия морских ежей и морских звезд (см. Главу 1). Существенные преобразования в бентали происходят в результате флуктуаций обилия крупных хищников-бентофагов. Некоторые данные, касающиеся этих аспектов экологии бентоса, были получены нами при мониторинге сообществ мидий и бурых водорослей в Белом море и в прикамчатских водах Тихого океана.

1. Структура и распределение мидиевых сообществ в Канда-лакшском заливе Белого моря.

Обрастание большинства антропогенных субстратов в Кандалакшском заливе представлено сообществами мидий. Причем известно, что эти субстраты преимущественно располагаются в приэстуарных районах. Возникает вопрос: существуют ли принципиальные различия между сообществами обрастания естественных и искусственных субстратов в сопоставимых условиях среды?

В Кандалакшском заливе мидия образует собственные сообщества, имеющие выраженные границы, и, кроме того, входит в состав

некоторых литоральных и сублиторальных водорослевых сообщества. Крупные сублиторальные поселения моллюсков обнаружены только в приэстуарных районах. Они характеризуются относительно гомогенной размерно-возрастной структурой, олигомерным видовым составом, непостоянным пополнением, низким видовым разнообразием. По данным В. В. Луканина с соавторами (1986, 1989), такие поселения эпизодически деградируют в результате катастрофических пертурбаций, связанных с сильными и продолжительным уменьшением солености морской воды в отдельные годы. Восстановление прежних характеристик биотопов сопровождается формированием новых моллюсковых сообществ мидий. Таким образом, для эстуарных поселений моллюсков характерны периодические сукцессии, периодичность которых определяется либо средней продолжительностью существования особей 1-2 генераций, либо связью с многолетними эпизодическими колебаниями уровня пресноводного стока. Верхняя граница сублиторальных сообществ мидий определяется экстремально низкой минимальной соленостью 14-16 ‰ (Луканин, 1989), в южной — численностью морских звезд *Asterias rubens*. Следует отметить, что деградировавшие в приэстуарных районах сообщества моллюсков не замещаются другими сообществами макробентоса. Это справедливо и для естественных и для антропогенных субстратов.

Поселения мидий в районах с нормальной или незначительно пониженной соленостью воды формируются на литорали и (или) в сублиторали до глубины 1-2 м. Они характеризуются гетерогенным размерным составом и значительной пространственной неоднородностью. Средние размеры и возраст моллюсков, как правило, имеют меньшие величины, чем в приэстуарных поселениях, и отличаются сезонной вариабельностью. Видовое богатство и разнообразие, напротив, здесь выше, чем в эстуариях. Наиболее крупные поселения моллюсков приурочены к районам с повышенной водообменом (проливы, устья устьевых участков бухт). Пояс ламинарий и багрянок, который обычно начинается на глубине 2-3 м (Матков, 1975) в условиях значительных течений "поднимается" до уровня литорали. Часто макрофиты оказываются прикрепленными к раковинам моллюсков, что, вероятно, способствует дрейфу последних вместе с водорослями во время штормов. Однако не во всех мелководных проливах Камчатского залива встречаются сублиторальные мидиевые банки, даже там, где они некогда су-

пествовали (Морева, 1939; Пакеничю, 1947). В некоторых районах залива (р. Черная, Нильмо-губа, губа Ковда) в результате зарегулирования речного стока произошло локальное увеличение солености морской воды и последующее сукцессионное замещение сообществ мидий - сообществами макрофитов и баянусов.

Многолетнее (6 и 10 лет) обрастание судна "Профессор Месяцев" представляло собой типичное сублиторальное сообщество мидий. Биомасса и плотность поселения моллюсков на сублиторальных мидиевых банках и в обрастании судна были близкими по величине. Сходство видового состава макробентоса сравниваемых биотопов составляло от 72 до 85%. Индекс видового разнообразия не превышал 1.0 (Табл. 3). Вместе с тем, результаты дальнейшего мониторинга обрастания судна показали, что в условиях обычных для Кандаляшского залива сезонных изменений солености воды сообщества мидий в сублиторали не являются стабильными, а представляют собой лишь одну из продолжительных фаз сукцессии.

2. Динамика многолетних сообществ обрастания в Авачинской губе.

Ранее упоминалось, что многолетнее обрастание всех антропогенных субстратов в Авачинской губе представлено сообществом мидий. Для выявления механизмов пространственно-временной стабильности этих сообществ в 1987-1991 гг. были проведены мониторинг обрастания 2 стальных пирсов, сооруженных в б. Сероглазка в 1980 и 1986 гг., и сравнительный анализ структуры многолетних мидиевых поселений в различных биотопах.

Через год после установки нового пирса на нем сформировалось баянусно-мидиевое обрастание. Баянусы (*Balanus crenatus*) и мшанки (*Alcyonidium mytili*) первоначально прикрепились непосредственно к металлическому субстрату. В течение следующего года произошло конкурентное замещение баянусов мидией, и в дальнейшем моллюски абсолютно доминировали по биомассе. Первоначально высокое ($2-5 \text{ кг/м}^2$) обилие баянусов и мшанок постепенно уменьшалось, причем эти виды встречались лишь в качестве эпифитов мидий. В обрастании старого пирса моллюски постоянно доминировали на протяжении 5-летних наблюдений.

Анализ изменений интегральных характеристик сообществ об-

Структура сообществ *Mytilus edulis* в обрастании судна
и на мидиевых банках в Белом море

Таксоны	Плотность поселения, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	%	Видовое разнообразие и богатство
губа Падан				
<i>Mytilus edulis</i>	5012	19720.0	85.4	
Algae	-	2724.0	11.8	
Asteroidea	73	272.0	1.2	0.93
Gastropoda	320	164.2	0.7	
Polychaeta	688	105.6	0.5	21
Cirripedia	820	88.6	0.4	
Amphipoda	670	12.4		
Bivalvia	82	10.4		
Общая биомасса		23067.3		
губа Рнямая				
<i>Mytilus edulis</i>	3652	26200.0	89.3	
Cirripedia	1820	2370.0	8.1	
Algae	-	341.0	1.2	
Gastropoda	400	206.0	0.7	0.65
Hydrozoa	-	92.0	0.3	
Polychaeta	720	58.0	0.2	16
Asteroidea	47	23.0		
Bivalvia	350	19.5	0.2	
Amphipoda	950	18.2		
Общая биомасса		29326.7		
обрастание судна				
<i>Mytilus edulis</i>	3255	28147.9	97.2	
Algae	-	256.8	0.9	
Polychaeta	2468	217.4	0.8	0.35
Bivalvia	2255	168.5	0.6	
Cirripedia	362	117.2	0.4	22
Ascidiae	319	43.1	0.1	
Varia	636	8.2		
Общая биомасса		28959.1		

(50-66%), что очевидно объясняется значительной структурирующей ролью мидии в сообществе.

3. Динамика сообществ кельпа в районе Командорских островов.

Для выявления реакций сообществ ламинариевых водорослей на повреждающие воздействия: разрушение штормами, выедание морскими ежами, промысловое изъятие, - в 1989-1991 гг. на мелководьях о. Беринга были проведены эксперименты, моделирующие эти процессы. 5 участков побережья, на которых были заложены полигоны, различались степенью волнового воздействия, уклонами дна, мезорельефом субстратов, что, вероятно, и определяло некоторые различия восстановительных процессов. Кроме того, были отмечены межгодовые флуктуации обилия одного из массовых видов макрофитов - *Laminaria bongardiana*, что безусловно повлияло на результаты экспериментов.

В верхней сублиторали (0-2м) наиболее прибойного участка побережья разная интенсивность экспериментального воздействия (50 и 100-процентное удаление водорослей) привела к различным результатам. Биомасса бурых водорослей, среди которых в этом районе доминировала *Laminaria dentigera*, в течение года не восстановилась, при этом произошло частичное замещение доминанта другим видом - *L. bongardiana*. Прежнее соотношение обилия этих видов восстановилось только 2 года спустя.

Частичное и полное удаление *L. bongardiana* в двух вышеназванных местообитаниях сопровождалось быстрым (1-2 года) восстановлением ее обилия. Вместе с тем, тотальная элиминация бурых водорослей вызвала существенные перестройки видового состава фито- и зообентоса и изменение количественных характеристик сообществ в целом. После элиминации макрофитов происходило временное повышение разнообразия и обилия пластинчатых и нитчатых форм красных водорослей, которые, по-видимому, выступали в качестве видов-оппортунистов при заселении освободившихся участков субстрата. Многократное 50-процентное экспериментальное удаление макрофитов сопровождалось уменьшением видового богатства и ИВР сообществ. Например, в течение 3 лет не восстановились 2 вида ламинариевых водорослей - *Laminaria longipes* и *Thalassiophyllum clathrus*.

Несмотря на относительно быстрое восстановление обилия до-

минирующих видов макрофитов, исходная структура сублиторальных сообществ калпа спустя 3 года после начала эксперимента. Все еще отличалась от первоначальной. Не восстановились поселения или достоверно уменьшилось обилие многолетних бурых и красных водорослей, отдельных видов зообентоса. Вместе с тем, масса инкрустирующих кораллиновых водорослей рода *Clathromorphum*, составляющих нижний ярус растительности, в течение всего эксперимента не изменилась. Следует отметить, что реакция сообществ калпа на повреждающие воздействия существенно зависит от влияния крупных фитофагов. Вполне вероятно, что быстрое восстановление зарослей макрофитов и отсутствие сукцессионного замещения бурых водорослей — известковыми багрянками обусловлено современным низким обилием морских ежей на мелководьях Командорских островов (Ошурков и др., 1986, 1991).

4. Многолетние изменения структуры эпибентоса под влиянием хищничества калана

Проведен анализ количественных данных, полученных при изучении сообществ бентоса твердых грунтов в верхней (0-35м) сублиторали Командорских островов и Восточной Камчатки.

В 1972-73гг. эпибентосные сообщества мелководий о. Беринга, где в то время значительные поселения морской выдры-калана отсутствовали, были более разнообразными, чем в районе о. Медного, где постоянно обитала крупная субпопуляция этого вида. Сообщество *Clathromorphum nereostratum* + *Strongylocentrotus polyacanthus* было наиболее характерным для глубин от 3-5 до 20-30м в верхней сублиторали о. Беринга. На о. Медном на глубинах 0-12м преобладали сообщества ламинариевых водорослей, а инкрустирующие кораллиновые водоросли доминировали на глубинах 12-25м. Бентос сравниваемых островов существенно различался распределением обилием морских ежей и других крупных беспозвоночных.

В 80-е годы происходила интенсивная эмиграция калана с о. Медного на о. Беринга, и наблюдался быстрый рост беринговской субпопуляции этого вида. Первоначально прямое влияние хищничества отразилось на распределении и обилии крупных съедобных форм вагильного зообентоса в наиболее мелководной (0-15м) части побережья о. Беринга. Еще в 1986г. структура и распреде-

ление эпибентоса на сравниваемых островах были неодинаковыми, но уже в 1991г. принципиальных различий не отмечено. Основные перестройки в бенте, произошедшие в период увеличения обилия хищника-бентофага на о. Беринга, выражались следующими взаимозависимыми процессами: 1- уменьшением обилия (плотность и биомасса) морских ежей, двустворчатых моллюсков и ракообразных; 2- изменениями распределения и обилия бурых водорослей в верхней сублиторали (0-15м); 3- изменениями размерного состава и вертикального распределения поселений морских ежей и двустворчатых моллюсков.

Наиболее значительное уменьшение обилия морских ежей в районе о. Беринга произошло на глубинах от 0 до 15м (Рис. 5). Различия размерной структуры поселений *S. polyacanthus* на мелководьях сравниваемых островов в течение 5 лет нивелировались. Особи с диаметром панциря более 50мм в 1991г. не встречались вовсе, а доля ежей крупнее 30мм составила менее 9%. На Восточной Камчатке размерный состав поселений и распределение морских ежей (Рис. 5), были совершенно иными.

В период с 1986 по 1991гг. значительно снижались встречаемость и биомасса митид в районе о. Беринга. В первую очередь пострадали поселения моллюсков в литоральных ваннах и на небольших глубинах, но в период с 1989 по 1991гг. была также полностью уничтожена банка *Modiolus kurilensis* на глубинах 22-26м в районе бухты Никольской. Биомасса моллюсков снизилась с $4.1 \pm 1.7 \text{ кг/м}^2$ до $0.03 \pm 0.02 \text{ кг/м}^2$. Достоверно уменьшилось обилие крупных голотурий *Cuscumaria japonica*, мягких видов морских звезд рода *Pteraster*. Анализ пространственного распределения ламинариевых водорослей в районе о. Беринга в 1986 и 1991 гг. показал, что наибольшие изменения их обилия произошли в диапазоне глубин от 0 до 10-12м (Рис. 6). Визуальные наблюдения, выполненные с самолетов и судов, выявили значительное увеличение зарослей *Alaria fistulosa*. В настоящее время ее поселения достигают литорали и распространены на огромных пространствах мелководий особенно в северной части о. Беринга. Так же, как на о. Медном, произошло зарастание этим видом водорослей каменистых бухт. Существенно увеличилось обилие ламинариевых водорослей в целом. Если в 1986г. их биомасса на глубинах 0-15м воле о. Беринга составляла $3.1 \pm 0.5 \text{ кг/м}^2$, то в 1991г. она достигала $11.3 \pm 1.7 \text{ кг/м}^2$, т.е. стала такой же,

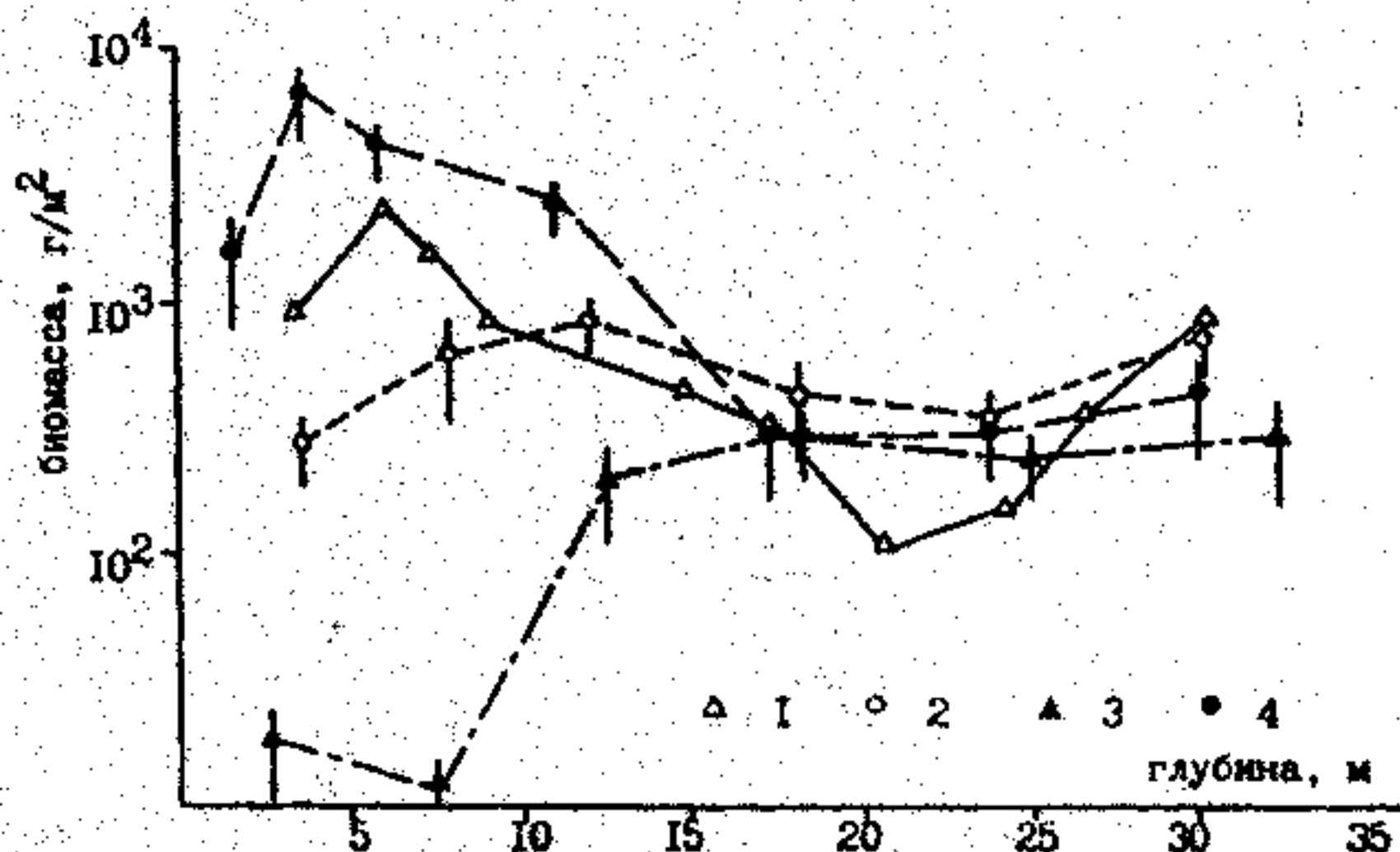


Рис. 5. Вертикальное распределение морских ежей на мелководьях о. Беринга в 1980г. (1), в 1986г. (2), в 1991г. (3) и Восточной Камчатки в 1985-88гг. (4).

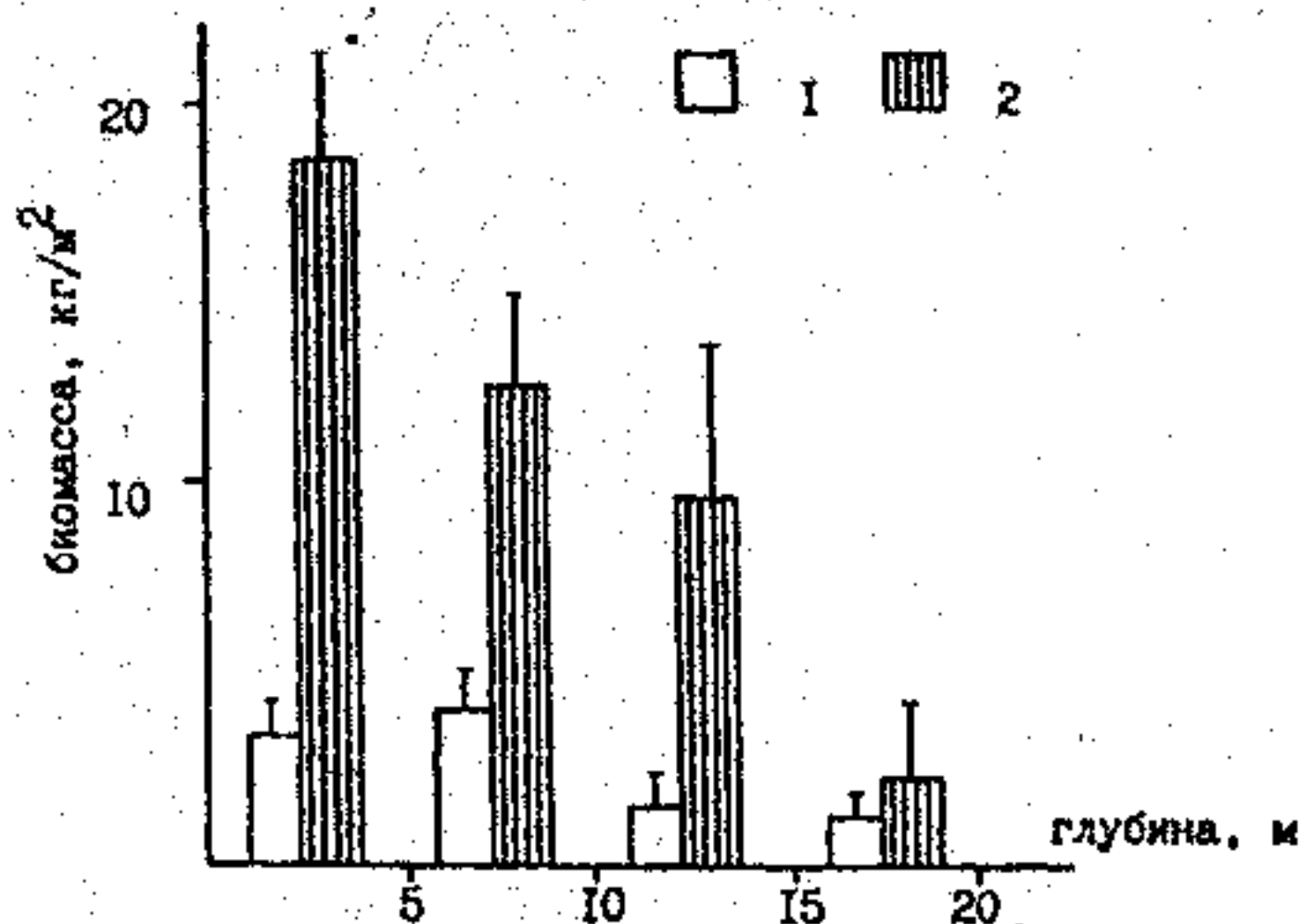


Рис. 6. Изменение обилия ламинариевых водорослей на разных глубинах мелководий о. Беринга в 1986г. (1) и в 1991г. (2).

как на о. Медном. Максимальная биомасса кельпа (от 12 до 18 кг/м²) отмечена на глубине 5-10 м, где доминировала *Laminaria dentigera*. Следует отметить, что ранее на этих глубинах было зарегистрировано максимальное обилие морских ежей (Зорин, 1984). Таким образом, вселение крупного хищника-бентофага на побережье о. Беринга в 80-е годы сопровождалось значительными изменениями распределения и обилия многих популяций и сообществ бентоса.

ГЛАВА 6. СТАБИЛЬНОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ: ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Пертурбации в биотопах и устойчивость сообществ эпибентоса

Не вызывает сомнений тот факт, что "обрастание", понимаемое как эпибентос антропогенных субстратов (Редфилд, Дэни, 1957; Ревниченко и др., 1976), имеет некоторые структурные особенности по сравнению с расположенными поблизости эпибентосными сообществами естественных твердых грунтов. Возникает вопрос: возможна ли экстраполяция данных о сукцессиях обрастания на эпибентос в целом?

Сравнительные исследования эпибентосных сообществ антропогенных и природных субстратов, проведенные нами в Белом море и в северо-восточной части Тихого океана, позволили установить, что так называемые "типы обрастания": баянусный, гидрокциевый, мидиевый и т.п. (Рудякова, 1958; Горин, 1980) суть различные фазы сукцессий эпибентоса, которые безусловно имеют специфические качественные и количественные признаки. В условиях резких градиентов солености (приэстуарные районы) или повышенного водообмена (морские узости, корпуса судов, водоводы энергетических установок) и на антропогенных, и на естественных субстратах сукцессии эпибентоса, как правило, не достигают климакса и завершаются формированием относительно устойчивых сообществ баянусов и двусторчатых моллюсков. Видовой состав и количественные характеристики таких сообществ в обрастаниях и в бентали оказались близкими или тождественными (Ошурков, 1985, 1986; Ошурков и др., 1989). Кажущиеся различия формирования и структуры эпибентоса антропогенных и естественных

субстратов, по-видимому, - артефакт, обусловленный сопоставлением гетерохронных и гетерохорных группировок донных организмов. В биотопах со значительными градиентами абиотических параметров среды устойчивость сообществ мидий и (или) баянусов поддерживается высоким и достаточно постоянным пополнением молодых. Кроме того, резистентность моллюсков и обитающих совместно с ними организмов к пониженной солености воды оказывается более высокой, чем у их хищников (морских звезд) и топических конкурентов - бурых водорослей. Выведение системы из равновесного состояния возможно как при резких стрессовых изменениях параметров среды (уменьшение солености ниже предела толерантности организмов, разрушительная гидродинамическая нагрузка), так и в ходе разрушения эдафона или его постепенного изменения, например, в процессе эвтрофикации. При этом стабилизация экотопов на уровне прежних характеристик сопровождается быстрыми восстановительными сукцессиями, благодаря высокому личиночному пулу баянусов и мидий. Длительность этих процессов может значительно варьировать в различных местообитаниях.

Наиболее стабильными в условиях верхней сублиторали морей высокобореальной и субарктической зон являются сообщества бурых водорослей (Дерюгин, 1928; Виноградов, 1946; Гурьянова, 1948; Пропп, 1966, 1971; Голиков, Скарлато, 1982; Голиков и др., 1986). Они отличаются высокой пластичностью (быстрым восстановлением после катастрофических пертурбаций) (Денисов, Денисова, 1979; Ошурков, Иванкина, 1981), высокой резистентностью к значительным гидродинамическим нагрузкам, однако их толерантность по отношению к солености и обсыканию уже, чем у мидий и баянусов. В условиях незначительных колебаний этих факторов (сублитораль открытых побережий) ламинариевые и фукусовые водоросли вытесняют мидий и формируют субклимаксные сообщества. Этот процесс прослежен и описан на примере эпибентоса затопленного в Белом море судна "Профессор Месяцев" (Ошурков, 1992). Сукцессия эпибентоса, завершающаяся формированием сообществ ламинариевых водорослей, может проходить быстро (1-3 года), как это имело место на Командорских островах, или медленно (10-15 лет), если первоначально развиваются сообщества мидий. Механизмы конкурентного замещения одних сообществ другими могут также различаться (Connell et al., 1987; Walker, Chapin,

1987), но даже в "физически контролируемых" сообществах, какими безусловно являются верхнесублиторальные сообщества баланусов, мидий и бурых водорослей, выделить первостепенные не всегда представляется возможным (Scheltema, 1974). Например, замещение некогда существовавших мидиевых банок в Канда-лакшском заливе Белого моря (Морева, 1939; Паленичю, 1947) сообществами ламинарий и фукоидов происходило, вероятно, как в результате прямой топической конкуренции, так и вследствие увеличения пресса хищников - морских звезд.

Таким образом, в верхней сублиторали от 0 до 5-10 м существуют несколько альтернативных сообществ: мидий-баланусов и бурых водорослей порядков *Laminariales* и *Fucales*. Как показали исследования обрастания в Белом море и в прикамчатских водах Тихого океана, смешанные структуры являются неустойчивыми. По этой причине практически невозможна организация морской бикультуры ламинарий и мидий, несмотря на кажущиеся преимущества такой биотехники (Макаров, 1987).

2. Неоднородность населения бентали и её возможные причины.

В связи с перспективой расширения хозяйственной деятельности на дне Мирового океана необходимо отчетливо представить какие процессы будут происходить в нарушенных экотопах, и как они отразятся, в конечном итоге, на популяциях промысловых видов морских организмов. Иными словами, необходимы сведения об устойчивости сообществ бентоса, их пространственно-временной организации, направлениях и скоростях сукцессий. Наибольшую информацию по этим вопросам можно получить в ходе длительных экспериментов *in situ*, либо при количественных описаниях с последующим сравнительным анализом заведомо разновозрастных сообществ сходных местообитаний (исторический подход) или однотипных сообществ в различных акваториях (географический подход).

Априори или на основании кратковременных и немногочисленных экспериментов в удобных для исследователей биотопах сложилось представление, что сукцессии морского эпибентоса завершаются в течение нескольких месяцев или лет (Wilson, 1925; Souza, 1979; Sabens, 1986; Погребов, 1991). Наши данные позволяют утверждать, что это справедливо лишь для биотопов, где различные изменения

среды происходят часто и систематически. В таких местообитаниях формируются олигомиксные сообщества эврибионтов, способных быстро монополизировать свободные субстраты. В сильно изменчивой морской среде (литораль, верхняя сублитораль) эвибентос представлен всем многообразием сукцессионных стадий, что является результатом периодического переворачивания камней (Dean, Connell, 1987; Sousa, 1979), непосредственного или опосредованного гидродинамического воздействия (Dayton, 1971, 1975), катастрофического опреснения поверхностных вод в весенний период (Русанова, Хлебович, 1967; Луканин и др., 1986). Поэтому в таких экотопах "мозаика" сообществ и группировок бентоса имеет отчетливо выраженный мелкомасштабный характер, а сукцессии не всегда завершаются климаксом (Holling, 1973; Mann, 1977; Osman, 1977). В более стабильных условиях нижней зоны фитали крупные нарушения придонной среды относительно редки, а сукцессии имеют большие (десятилетия) временные масштабы. Поэтому при изучении сообществ бентоса исследователям необходимо иметь в виду, что они, наблюдая гетерогенность населения бентали, могут иметь дело с различными стадиями сукцессий, вызванных относительно редкими и крупными историческими пертурбациями в экотопах. Такие события могут быть обусловлены сверхсильными штормами, цунами, изменениями течений Эль-Ниньо, подводными оползнями, извержением лав или мощным антропогенным воздействием. Зрелые (климаксные) эвибентосные сообщества, как правило, характеризуются высокой долей косного вещества, накопленного в процессе развития организмов, и преобладанием колонизальных животных над одиночными. Так, на древних лавах вулкана Алаид доля косного вещества в общей массе бентоса составляла около 60%, а без учета хищников и фитофагов, имеющих приблизительно одинаковое обилие в разновозрастных сообществах, эта величина составила 80%. Анализ скорости роста в толщину некоторых видов эпидитических кораллиновых водорослей (Lebednik, 1978; Edyvane, Ford, 1987) в бореальных водах показал, что она обычно варьирует в пределах 0.2-0.5 мм в год. Толщина живых поселений инкрустирующих кораллиновых водорослей *Clathromorphum nereostratum* в относительно стабильных условиях сублиторали (глубины 15-20 м) обычно составляет 10-30 мм, а на отдельных участках грунта встречаются экземпляры толщиной до 40-50 мм (Клочкова, Демешкина, 1985; наши данные). Наличие у

этих водорослей некоторых морфологических структур (Adey, 1970; Ford et al., 1983) позволяет довольно точно определять возрастную структуру поселений макрофитов и методом линейной экстраполяции - приближенный возраст зрелых эпибентосных сообществ. По предварительной оценке возраст сообществ клатроморфума в Авачинской губе на глубинах 3-10м составляет от 20 до 30 лет, а в открытых районах Северных Курил, Восточной Камчатки и Командорских островов на глубинах 15-30м он, вероятно, достигает 80-100 лет.

Таким образом, в относительно стабильных местообитаниях сукцессии эпибентоса протекают крайне медленно и практически не могут быть исследованы лишь экспериментальными методами.

3. Влияние "ключевых" видов на структуру и распределение эпибентосных сообществ.

Для прогнозирования промысловой деятельности на шельфе принципиальным является казалось бы чисто теоретический вопрос о возможности существования альтернативных сообществ бентоса в одной и той же физической среде. В формулировке Д. Сатерленда (Sutherland, 1984) - вопрос сводится к выявлению роли мелководных взаимоотношений при формировании сообществ эпибентоса. Результаты исследований некоторых типичных сообществ жестких грунтов на мелководьях шельфа Восточной Камчатки и в сопредельных акваториях позволяют заключить, что хищничество играет существенную роль не только в распределении эпибентоса, но также может привести к сукцессионным замещениям одних сообществ другими. Известно, например, что нижняя граница сплошных взрослых ламинариевых проходит на Восточной Камчатке по глубинам 5-7м (Голиков, Скарлато, 1982; Иванюшина и др., 1986). Однако в некоторых районах обнаружены так называемые "ежовые пустоши" (sea urchin barren grounds) (Mann, 1977), представленные сообществом инкрустирующих багрянок и морских ежей. Значительное обилие иглокожих поддерживается постоянным дрейфом водорослей и детрита из соседних местообитаний, и поэтому такое сообщество может существовать неопределенно долго. Конкурентному успеху сообществ кельпа, с одной стороны, препятствует хищничество многочисленных ежей, с другой, - аллелохимическая активность известковых багрянок и некоторых колониальных беспозвоночных.

нестеждобных для морских ежей (губки, гидроиды, синасцидии). Распространение и вертикальное распределение морских ежей *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* на мелководьяхшельфа исследуемого района совершенно очевидно является одним из основных факторов, определяющих характер распределения различных водорослевых сообществ. В районе южной оконечности Камчатки (м. Лопатка), в Корфо-Карагинском и Олоторском заливах и на Командорских островах, где ежей мало или они полностью отсутствуют на мелководьях, нижняя граница ламинариевых водорослей опускается до изобат 12-15м, а там, где поселения ежей обильны (Авачинский, Кроноцкий, Камчатский заливы, некоторые острова Курильской гряды), нижняя граница кельпа поднимается на глубину 5-7, в открытых районах, и до 1-3м в защищенных местобитаниях.

Таким образом, распределение и обилие сообществ бурых водорослей в северо-западной части Тихого океана в пределах фитоки непосредственно контролируется фитофагами-морскими ежами, а опосредовано определяется комплексом абиотических условий среды (характером рельефа дна, прибойностью, соленостью) и плотностью бентофага-калана. Какой-либо связи распределения и обилия эпибентоса с вертикальными градиентами температуры (Годинов, Скарлато, 1982) в пределах исследованных глубин и районов нам выявить не удалось.

ВЫВОДЫ

Анализ результатов многолетних исследований формирования и динамики сообществ обрастания антропогенных и естественных субстратов, проведенных экспериментальными и описательными методами с использованием водолазной техники на Белом море и в северо-западной части Тихого океана, позволили сформулировать концепцию сукцессионной гетерогенности эпибентоса верхней сублиторали. Ее основные положения, изложенные ниже, объясняют наблюдаемую пространственную неоднородность населения бентами и разрешают противоречия между дискретной и континуальной моделями распределения сообществ донных организмов.

1. В верхней сублиторали под воздействием абиотических или антропогенных факторов регулярно или эпизодически происходят нарушения эдафона, которые сопровождаются сукцессиями. Харак-

тер сукцессий и вероятность возвращения сообществ к исходному состоянию зависят от интенсивности и продолжительности воздействия и степени эволюционной адаптации видов-эдификаторов к определенным нарушениям среды обитания.

2. В стабильных и изменчивых условиях верхней сублиторали морей умеренной климатической зоны скорость и направленность сукцессий эпибентоса принципиально различаются, что обусловлено неодинаковыми величинами градиентов физических параметров среды.

3. В условиях значительных градиентов абиотических факторов на ранних этапах сукцессий эпибентоса преобладают топические взаимоотношения. Преимущественно развиваются крупные буре водоросли, бадягусы и (или) мидии (в приэстуарных районах), формирующие "физически контролируемые сообщества", способные к быстрому восстановлению после систематических и частых нарушений. Развитие эпибентоса в таких местообитаниях протекает быстро (1-3 года), что определяется высоким постоянным пополнением за счет педантических личинок или спор и быстрым ростом доминирующих видов. Для этих сообществ обычны короткопериодические мелкомасштабные циклические сукцессии и высокая устойчивость (пластичность) к абиотическим и антропогенным стрессовым воздействиям. В зависимости от величины градиентов физических факторов или интенсивности воздействия хищников и фитофагов такие системы могут иметь несколько относительно устойчивых состояний, которые характеризуются или сменой доминантов, или изменением границ сообществ.

4. В относительно стабильных местообитаниях сукцессии представляют собой полифазный процесс, начальные этапы которого продолжаются несколько лет, когда формируются сообщества мелких неподвижных сестонофагов (спирорбид, мшанок, гидроидов), пластинчатых и нитчатых водорослей и вагильных животных. В дальнейшем (10-15 лет) развиваются сообщества фильтраторов и седиментаторов (губок, кишечнополостных, двустворчатых моллюсков). В субарктических и высокобореальных водах Атлантики и Тихоокеана на твердых грунтах в верхней сублиторали (10-40м) постепенно формируются сообщества инкрустирующих кораллиновых водорослей.

Такие сообщества не адаптированы к частым изменениям среды и их длительное развитие (десятилетия) обусловлено медленным ростом эдификаторов - эпидитических багрянок, поэтому первич-

ные и восстановительные сукцессии протекают крайне медленно. Вместе с тем, сообщества инкрустирующих кораллиновых водорослей весьма устойчивы во времени при отсутствии катастрофических пертурбаций. В климатских эпибентосных сообществах такого типа нет ключевых видов, за исключением человека, которые могли бы вызвать их сукцессионные перестройки.

5. Асинхронность локальных циклических сукцессий эпибентоса натуральных и искусственных субстратов приводит к гетерогенности эпибентоса и проявляется в виде мозаики сообществ и группировок, образующей пространственно-временной континуум сукцессионных серий (фаз сукцессии). Эти, так называемые, "типы обрастания" антропогенных субстратов или "группировки бентоса" отличаются от наиболее широко распространенных климатских эпибентосных сообществ рядом структурных характеристик.

6. Денудация, волновая абразия, тектонические и вулканические процессы, постоянно происходящие на побережьях, способствуют поступлению в морскую среду огромного количества твердого обломочного материала. В зависимости от времени пребывания новых субстратов в морской среде на них формируются те или иные сукцессионные серии (группировки и сообщества) эпибентоса. В верхней сублиторали мозаика разновозрастных субстратов обычное явление. Для корректного анализа структуры и функционирования прибрежных сообществ бентоса необходимы сведения о динамике эдафона. Они могут быть получены при определении возрастной структуры локальных поселений кораллиновых эпипитических водорослей, подобно методу дендрохронометрии, принятому в фитоценологии.

7. Представления о том, что в морской среде сукцессионные процессы вообще протекают значительно быстрее, чем в наземной, не имеют достаточных оснований, поскольку базируются на ограниченном материале, полученном преимущественно в нестабильных местообитаниях. В стабильных экотопах скорости и механизмы сукцессий многих типичных эпибентосных сообществ (например, инкрустирующих кораллиновых водорослей, мадрепоровых кораллов) вполне сопоставимы с таковыми в наземных местообитаниях соответствующих климатических зон.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Бажин А. Г., Буяновский А. И., Огурков В. В., Ржавский А. В., Стрелков В. И. Некоторые данные о распределении сообществ бентоса Авачинской губы. // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1983, с. 4-5.
2. Бажин А. Г., Огурков В. В. Экология, распределение и перспективы хозяйственного использования морских ежей рода *Strongylocentrotus* в прибрежных водах Восточной Камчатки. // Тез. докл. 4 Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. М., 1986, ч. 2, с. 323-324.
3. Бажин А. Г., Огурков В. В. Морской еж *Strongylocentrotus polycanthus* шельфа Восточной Камчатки: распределение, запасы. // Тез. докл. 5 Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. М., ВНИРО, 1990, с. 160-161.
4. Бажин А. Г., Огурков В. В., Архипова Е. А. Правильные морские ежи шельфа Восточной Камчатки: экология и обилие. // Современные проблемы промысловой океанологии. Л., Гидромет. ин-т, 1990, с. 38-39.
5. Иванюшина Е. А., Огурков В. В., Ржавский А. В., Стрелков В. В. Сообщества бентоса мелководной зоны шельфа Восточной Камчатки. // Современное состояние, перспективы изучения, охраны и хозяйственного использования популяции гадана Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1986, с. 31-33.
6. Иванюшина Е. А., Огурков В. В. Влияние экспериментального выкапывания ламинарии на структуру сообществ кельна о. Беринга (Командорские острова). // Рациональн. использование и охрана биол. ресурсов Тихого океана. Владивосток, 1991, с. 103-104.
7. Иванюшина Е. А., Ржавский А. В., Селиванова О. Н., Огурков В. В. Структура и распределение сообществ бентоса мелководий Командорских островов. // Природные ресурсы Командорских островов. М., Изд-во МГУ, 1991, вып. 2, с. 155-170.
8. Луканин В. В., Наумов А. Д., Огурков В. В., Федиков В. В. Литоральные сообщества островов Белого моря. // Проблемы экологии Белого моря. Архангельск-Соловки, 1982, с. 40-42.
9. Луканин В. В., Огурков В. В. Структура литоральных поселений мидий в Кандалакшском заливе Белого моря // Биол. моря, 1981, N 5, с. 33-38.

10. Луканин В. В., Ошурков В. В. О связи запасов и распределения мидий с численностью и распределением гаг в Канда-лакшском заливе Белого моря. // Проблемы охраны природы в Бассейне Белого моря. Мурманск, Мурманск. книжн. изд-во, 1984, с. 107-113.

11. Наумов А. Д., Луканин В. В., Ошурков В. В., Федяков В. В. Сообщества бентоса северо-западной части Онежского залива Бе-лого моря. // Повышение продуктивности и рациональное исполь-зование биологических ресурсов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 65-66.

12. Наумов А. Д., Ошурков В. В. Некоторые данные о количест-венном распределении бентоса Долгой губы Большого Соловецкого острова. // Проблемы экологии Белого моря. Архангельск-Солов-ки, 1982, с. 743-45.

13. Оксов И. В., Ошурков В. В., Шилин М. В. Поведение в планк-тоне и оседание нектохет *Circeis arctica* (Polychaeta, Spirorbidae). // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Канда-лакша, 1987, ч. 2, с. 206-208.

14. Ошурков В. В. Экологическое прогнозирование обрастания в Белом море. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск. 1981, с. 161-162.

15. Ошурков В. В. Сукцессия сообществ обрастания в Канда-лакшском заливе Белого моря. // Повышение продуктивности и раци-ональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 67-69.

16. Ошурков В. В. Сукцессия и структура сообществ обрастания в Белом море. // Биология шельфовых зон Мирового океана. Влади-восток. Ин-т Биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 51-52.

17. Ошурков В. В. Динамика и структура сообществ обрастания и бентоса Белого моря. // Экология обрастания в Белом мо-ре. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 44-59.

18. Ошурков В. В. Развитие и структура некоторых сообществ обрастания в Авачинском заливе. // Биол. моря, 1986, N 5, с. 20-27.

19. Ошурков В. В. Сукцессия и структура межководных сооб-ществ обрастания. // Изучение процессов морского обрастания и разработка методов борьбы с ним. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1987, с. 28-36.

20. Ошурков В. В. Сукцессии морских мелководных эпифитов. // Рациональное использование природных ресурсов океана. Владивосток, 1988, с. 77.

21. Ошурков В. В. Сукцессия эпифита бентоса в верхней сублитерали Авачинской губы (Восточная Камчатка). // Теа. докл. 3 Всесоюз. конф. по морской биологии. Киев, 1988, с. 233-234.

22. Ошурков В. В. Перестройка прибрежной экосистемы о. Беринга под влиянием хищничества калана. // Теа. докл. 10 Всесоюз. конф. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих. Калининград, АтлантиНРО, 1990, с. 228-229.

23. Ошурков В. В. О темпах восстановления нарушенных сообществ бентоса. // Рациональн. использов. ресурсов Тихого океана. Владивосток, ТИРО, 1991, с. 128-130.

24. Ошурков В. В., Бажин А. Г. Экология и обилие морского ежа *Strongylocentrotus pallidus* на шельфе Восточной Камчатки. // Теа. докл. 5 Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. М., ВНИРО, 1990, с. 170-171.

25. Ошурков В. В., Бажин А. Г., Буяновский А. И., Иванкина Е. А., Стрелков В. И., Ржавский А. В. Видовой состав и распределение сообществ бентоса в Авачинской губе (Восточная Камчатка). // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток., ДВО АН СССР, 1989, с. 4-14.

26. Ошурков В. В., Бажин А. Г., Лукин В. И. Изменение структуры бентоса Командорских островов под влиянием хищничества калана. // Природные ресурсы Командорских островов. М., Изд-во МГУ, 1991, вып. 2, с. 171-185.

27. Ошурков В. В., Бажин А. Г., Лукин В. И., Севостьянов В. Ф. Хищничество калана и структура сообществ бентоса Командорских островов // Биол. моря, 1989, №6, с. 50-60.

28. Ошурков В. В., Бажин А. Г., Стрелков В. И. Экология и распределение правильных морских ежей на мелководьях юго-восточной Камчатки. // Современное состояние, перспективы изучения, охраны и хозяйственного использования популяции калана Камчатки., Петропавловск-Камчатский, 1986, с. 34-37.

29. Ошурков В. В., Блинов С. В., Буяновский А. И. Структура поселений, распределение и перспективы хозяйственного использования мидии в прибрежных водах Восточной Камчатки. // Теа. докл. 4 Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. М.,

30. Ошурков В. В., Ванинов С. В., Буяновский А. И., Калинин И. А., Комиссаренко О. Г., Балагурова Н. К., Маслениников С. И. Структура поселений, распределение и запасы мидий в Авачинской губе. // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток, ДВО АН СССР, 1989, с. 15-29.

31. Ошурков В. В., Буяновский А. И. Распределение и экология съедобной мидии на пельфе юго-восточной Камчатки. // Биол. моря, 1986, № 4, с. 21-29.

32. Ошурков В. В., Буяновский А. И. Распространение и экология двустворчатых моллюсков сем. *Mytilidae* на мелководьях юго-восточной Камчатки. // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Л., Зоол. ин-т, 1987, с. 126-127.

33. Ошурков В. В., Иванкина Е. А. Сукцессия сообществ бентоса на лавах вулкана Алаид (Северные Курилы) // Биол. моря, 1991, № 4, с. 36-45.

34. Ошурков В. В., Луканин В. В. Сублиторальные поселения мидий в Кандалакском заливе Белого моря. // Вестник ЛГУ, 1982, № 15, сер. биол., с. 5-11.

35. Ошурков В. В., Оксов И. В. Оседание личинок обрастателей в Кандалакском заливе Белого моря. // Биол. моря, 1983, № 4, с. 25-32.

36. Ошурков В. В., Серавин Л. Н. Формирование биоценозов обрастания в губе Чупа (Белое море). // Вестник ЛГУ, 1983, № 3, сер. биол., с. 37-46.

37. Ошурков В. В., Сиренко Б. И., Кунин Б. Л., Катаева Т. К. Некоторые особенности вертикального распределения организмов-обрастателей в губе Чупа Белого моря. // Экология мидии в Белом море. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 36-44.

38. Ошурков В. В., Шилин М. Б., Оксов И. В., Смирнов Б. Р. Сезонная динамика меропланктона в губе Чупа (Белое море). // Биол. моря, 1982, № 1, с. 3-10.

39. Сиренко Б. И., Кунин Б. Л., Ошурков В. В., Катаева Т. К., Бабков А. И., Голиков А. Н., Хлебович В. В., Кулаковский Э. Е. Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственном субстрате в Белом море // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л. Наука, 1978, с. 10-13.

40. Смирнов Б. Р., Ошурков В. В. Роль внутривидовых факторов в развитии ценозов мидии. // Проблемы изучения, раци-

онального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Кандалякша, 1987, ч. 2, с. 371-373.

41. Федяков В. В., Луканин В. В., Ошурков В. В. Количественное распределение моллюсков Соловецкого архипелага. // Проблемы экологии Белого моря. Архангельск-Соловки, 1982, с. 42-43.

42. Шилин М. Б., Ошурков В. В. Вертикальное распределение и некоторые особенности оседания планктонных личинок обрастателей в Кандалякшском заливе Белого моря. // Экология обростания в Белом море. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 60-68.

43. Шилин М. Б., Ошурков В. В., Оксов И. В., Осоват М. Ф. Численность личинок обрастателей в планктоне и их оседание на искусственные субстраты в Кандалякшском заливе Белого моря. // Океанология, 1987, т. 27, вып. 4, с. 652-655.

44. Oshurkov V. V. Succession and climax in some fouling communities // Biofouling, 1992, N5, p. 1-12.

45. Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. Succession of benthic communities on lavas of Alaid Volcano (North Kuril Islands). // Asian Mar. Biol., 1992, N 9, p. 7-25.

46. Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. Long-term changes in the coastal communities off Bering Island (Commander Islands). // Proc. of US-Russia Sea Otter Workshop Group, Petropavlovsk-Kamchatsky, Sept. 1991 (G. R. VanBlaricom ed.), 1993

47. Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. Structure and distribution of some fouling communities off Bering Island (Commander Islands) // Biofouling, 1993

48. Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. Effect of experimental kelp harvesting on the kelp restoring and on the structure of the shallow water communities off Bering Island (Commander Islands) // Asian Mar. Biol., 1993,